Vestnik zoologii, 33 (4–5): 29–33, 1999

УДК 595.752.2

ТЛИ РОДА *BRACHYCAUDUS* (HOMOPTERA, APHIDIDAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

СООБЩЕНИЕ 2. К СИСТЕМАТИКЕ И ЭКОЛОГИИ МАССОВЫХ ВИДОВ

А. В. Андреев

Институт зоологии АН Молдовы, ул. Академическая, 1, Кишинев, 277028 Молдова

Получено 16 января 1998

Тли рода *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) в Восточной Европе. Сообщение 2. К систематике и экологии массовых видов. Андреев А. В. — Восстановлен подвид *B. cardui turanica* Mordvilko ex Nevsky (1929), замещающий *B. cardui cardui* (L.) в Средней Азии и Казахстане; их ареалы перекрываются в Передней Азии и на Кавказе. Подвиды хорошо различаются хетотаксически. У *B. helichrysi* (Kalt.) обнаружено клинальное уменьшение числа вторичных ринарий от Западной Европы к Средней Азии. Обсуждаются первичные ареалы этих тлей. Несмотря на разделение ниш *B. cardui* и *B. helichrysi* по месту питания и на трофическую предрасположенность к одним и тем же семействам вторичных растений-хозяев, на более низком уровне пищевые ниши этих полифагов сильно разделены, что подтверждает реальность конкуренции. Тли рода *Brachycaudus* являются доминирующим элементом в локальных афидофаунах по меньшей мере в Восточной Европе. Возможно, что их доля в сборах отражает антропическую преобразованность ландшафта и является показателем состояния афидофауны.

Ключевые слова: Aphidae, тли, *Brachycaudus*, *B. cardui*, *B. helichrysi*, ареал, трофическая ниша.

Aphids of the Genus *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) in Eastern Europe. Communication 2. On the Systematics and Ecology of Common Species. Andreev A. V. — The subspecies *B. cardui turanica* Mordvilko ex Nevsky (1929) is resurrected from synonymy. It is shown to substitute *B. cardui cardui* (L.) in Middle Asia and Kazakhstan. Their distribution ranges overlap on the territory from the Asia Minor to Pakistan and also in the Caucasus. The subspecies are well distinguishable by chaetotaxy. Clinal decreasing of secondary rinaries from Western Europe towards Middle Asia is revealed in *B. helichrysi* (Kalt.). Primary distribution ranges of these aphids are discussed. Despite niche division in *B. cardui* and *B. helichrysi* by feeding locality and their trophic preference of the same host-plant families, trophic niches of these polyphages are quite separated on the lower level of plant taxa; that corroborates competition reality. Aphids of the genus *Brachycaudus* are the dominating component in local aphidofaunas al least in Eastern Europe. Their partition in sample sets mirrors anthropogenous landscape transformation and indicates the state of aphidofaunas.

Key words: Aphidae, aphids, *Brachycaudus*, *B. cardui*, *B. helichrysi*, distribution range, trophic niche.

Brachycaudus cardui (Linnaeus, 1758) и *B. helichrysi* (Kaltenbach, 1843) — наиболее широко распространенные и весьма изменчивые морфологически представители рода, входят вместе с *Aphis fabae* Scopoli, 1763, в тройку наиболее широких полифагов и наиболее часто встречающихся на травянистых растениях-хозяевах видов тлей, по меньшей мере в Восточной Европе. В связи с этим могут быть интересны данные, касающийся различий между их географическими популяциями.

Систематика и исходное распространение основных полиморфных видов

О *B. cardui* в книге В. П. Невского (1929) написано: «наши тли отличаются от европейских своими короткими волосками; на этом основании А. К. Мордвилко относит их в особый подвид *A*[*nuraphis*]. *cardui turanica* Mordv». *B. cardui turanica* Mordvilko ex Nevsky сведен позднее в синонимы *B. cardui* (L.).

Имеющиеся в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) препараты из Средней Азии с этими тлями, в том числе помеченные как *A. cardui turanica,* обращают на себя внимание стилетовидной формой последнего членика хоботка. Такое впечатление возникает потому, что он длинный, с узковатым основанием и чуть вогнутыми очертаниями по бокам (в препарате), у европейских тлей бока этого членика обычно слегка выпуклые. Волоски у среднеазиатских тлей были, наоборот, несколько длиннее, особенно на 3-м членике усика. Тли с Северного Кавказа в коллекции ЗИН (сборы Г. Х. Шапошникова) обладали признаками *B. c. turanica.* Тли из Армении (сборы А. В. Стекольщикова) в основном соответствовали признакам *B. c. turanica,* но форма последнего членика хоботка сильно варьировала, а один из сборов относился к *B. c. cardui.*

Материалы коллекции Института зоологии НАН Украины (Киев) позволяют заключить, что Кавказ является зоной перекрывания ареалов этих подвидов, где они морфологически хорошо различаются, но уже в Краснодарском крае *B. c. turanica,* видимо, не встречается. Это позволяет отбросить возможность объяснения различий клинальной изменчивостью.

Препараты, полученные позднее из Казахстана и Узбекистана, а также измерения, присланные Р. Кадырбековым, как и признаки, приводимые для *B. cardui* из Таджикистана (Нарзикулов, Даниярова, 1990), свидетельствуют о наличии в Средней Азии лишь *B. c. turanica.* Единственный сбор вида в Западной Сибири (Ивановская, 1977) по приведенным признакам следует отнести к этому же подвиду, а в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке вид не найден.

Восточнее Уральской области Казахстана ареалы подвидов надежно разделены полосой сухих степей и пустынь, где отсутствуют первичные растения-хозяева вида (*Prunus* spp. и др.), а восточнее Кавказа — еще и Каспийским морем, поэтому наиболее интересны регионы Передней Азии (которая частично изолирована от Средней Азии пустыней Каракумы и покрыта многочисленными горными образованиями) и, далее на запад, — Средиземноморья. Благодаря любезности английских коллег, мы проверили по выделенным ранее признакам материал из Ирана и Турции, Греции и некоторых других стран Средиземноморья. Для этого из каждого имеющегося сбора случайно отбиралось по одной бескрылой и крылатой девственнице (при наличии обеих морф). Найденные различия даны в таблице 1.

Несмотря на значительное перекрывание таких признаков, как длина спинного волоска и особенно волоска на 3-м членике усика, распределение величин этих признаков отчетливо бимодально.

В 17 пробах из Ирана лишь 5 принадлежали *B. c. cardui,* остальные были *B. c. turanica,* как и единственная проба из Турции; 2 пробы из Сирии и Ливана, 6 — с Кипра, 5 — из Греции, 2 — из Франции и по 1 — из Алжира и Италии, с Корсики, Азорских и Канарских островов относились к *B. c. cardui*; 5 образцов из Франции, присланных G. Remaudiere (MNHN, Париж).

Можно предполагать, что до появления косточковых культур распространение *B. c. cardui было* связано с терном (*Prunus spinosa* L.), чей ареал включал Европу, Малую Азию и Кавказ; в Средней Азии он — только одичалый (Жуковский, 1964). *B. c. turanica,* вероятно, был связан с *P. divaricata* Ledeb., заселявшей Кавказ, Малую Азию, Иран, Среднюю Азию и т. д. Отсутствие данных о возможности скрещивания препятствует повышению статуса *B. c. turanica* Mordv. до уровня вида. Номан-Этьен и Ремодье (Naumann-Etienne, Remaudiere, 1995) сообщают, что в Пакистане *B. cardui* обычен на влажных и мезофитных холмах, но не наблюдался на первичных хозяевах. Вероятно, в этой теплой стране и западнее на травянистых растениях существуют неполноциклые популяции обоих подвидов, которые могут образовывать совместные колонии, чему способствует агрегация крылатых расселительниц. Полноциклые популяции, скорее всего, связаны с прохладными горными районами Ирана и Малой Азии, где наблюдается реакция на понижение температуры, наряду с изменением фотопериода, детерминируя появление самцов и гинопар. Крайне интересно, существуют ли у *B. c. turanica* расселительницы на первичном хозяине. Все это может создавать очень сложную для исследования ситуацию, но может служить для объяснения, почему *B. c. cardui* менее распро-

Таблица 1. Морфологические различия подвидов *Brachycaudus cardui*
Table 1. Morphological differences in subspecies of *Brachycaudus cardui*

Подвид	Lhstgl	Lhstgl/d	LhIII/d	LhUI	Lh3
B. c. cardui	7–21(15)	0,278–0,913	8–18(12)	0,200–0,700	9–27(14)
B. c. turanica	22–37(29)	0,846–1,333	12–24(17)	0,370–1,560	16–28(22)

Примечание. Обозначения признаков: длина самого большого волоска на 3-м членике усиков — Lh3, спинного на 3-м тергите брюшка — Lh III и краевого — на 1-м тергите брюшка (рядом с дыхальцем I сегмента) — Lhstgl, диаметр 3-го членика усиков (в суженной части при основании) — d. Измерения даны в микрометрах, в скобках приведены средние значения.

странен в Передней Азии и не проникает в Среднюю, как и для объяснения, почему подвиды сохраняют различия, даже если репродуктивная изоляция отсутствует.

Распространение косточковых культур, особенно сливы, которая скорее является источником заселения терна, чем наоборот, сильно изменило первичные ареалы связанных с ними тлей. По нашим наблюдениям, *B. helichrysi* редко заселяет *P. spinosa* и не образует на нем крупных колоний, несмотря на значительную вероятность заражения в местностях, где много сливовых садов. *P. spinosa* может рассматриваться как почти случайное растение-хозяин. Видимо, исходный ареал *B. helichrysi* Европу не включал. У этого вида наблюдается некий клин в числе и наличии ринарий на усиках крылатых. Müller (1975) сообщает, что на 3-м членике усика 17–45 ринарий, на 4-м — 4–14, на 5-м — редко бывает 1–2. У тлей из южной части Восточной Европы на 3-м членике усика менее 40 ринарий, на 4-м — менее 10, на 5-м — не бывает. У тлей из Средней Азии на 3-м членике усиков менее 30, обычно менее 20 ринарий, на 4-м — 1–7, в 13% случаев они отсутствуют.

Кроме того, часть неправильных определений и указаний "*B. prunicola*" на различных культурах связана с наличием у основательниц *B. helichrysi* поперечных полос склеротизации, столь характерных для настоящих Appelia. Отметим также, что у азиатских *B. helichrysi* иногда трубочки в той или иной степени склеротизованы, и даже изредка появляется щит склеротизации на брюшке.

Эколого-фаунистические наблюдения

B. cardui и *B. helichrysi* используют широкий круг растений, в основном из семейств Asteraceae и Boraginaceae. Имея параллельные выборки их растений-хозяев с обширной территории, интересно проследить, насколько они близки. Внешне существование межвидовой конкуренции у тлей представляется не очень вероятным, особенно на травах, где масса растений обычно не заселена тлями. Оставим в стороне немногочисленные исследования, когда речь идет собственно не о межвидовом взаимодействии тлей в виде конкуренции, а об имеющем место разделении ниш (Addicot, 1978 и др.), которое можно объяснять по-разному. Примеры, касающиеся основательниц у *Eriosoma* spp. (Akimoto, 1989 и позднее), скорее связаны с особым вариантом паразитизма. Случаи конкурентного вытеснения тлей в условиях теплиц (Müller, Steiner, 1991), касающиеся *Mysus persicae* Sulzer, 1776, не вполне корректны из-за ее особого "антиколониального" типа поведения на вторичных растениях-хозяевах, или относятся к "субвидовым формам", когда не ясно, имеет ли место реальное замещение, или происходит габитуальная трансформация в типичную форму в следующих генерациях.

При полевом исследовании размещения на растениях *Aphis fabae* Scop., *B. cardui* и *B. helichrysi* удалось показать, что *A. fabae* вытесняет *B. cardui* (Andreev, Smirnov, 1993). Ничего подобного в отношении *B. cardui* и *B. helichrysi* не видно, хотя они нередко встречаются на одних побегах. К тому же их места питания в основном разделены, *B. helichrysi* располагается поближе к точкам роста на вершинках побегов, а *B. cardui* — ниже по стеблю, хотя и в верхней его части. Возможно, именно поэтому колонии *B. helichrysi* дольше сохраняются на растениях при неблагоприятных условиях, ограничивающих рост вегетативных органов.

Несмотря на это, и на трофическую предрасположенность к одним и тем же семействам растений, на более низком уровне пищевые ниши этих полифа-

гов оказались сильно разделенными: индекс сходства Чекановского-Съеренсена составил лишь 19,6%, а его расширение для учета количественных данных — 16,3%. Во-первых, это косвенное свидетельство в пользу известного предположения, что специализация по месту питания не избавляет от межвидовой конкуренции, так как растение — целостный организм. Во-вторых, это заставляет думать, что присутствие нескольких тлей монофагов или олигофагов на одном виде травянистого растения (независимо от места питания) есть, как правило, отдаленное последствие географически раздельного видообразования. На деревянистых растениях дело может обстоять несколько по-другому.

B. cardui и *B. helichrysi* часто доминируют среди прочих тлей на травах в открытых местообитаниях, иногда даже чаще встречаясь, чем *Aphis fabae* Scop. Кроме этих полифагов род включает довольно много видов с ограниченным трофическим спектром. Рассмотрим встречаемость этих тлей в биоценозах сравнительно с прочими, что до сих пор, как ни странно, остается у афидологов без внимания. В качестве выборок используем территориально целостные фрагменты коллекции, учитывая только сборы в природных местообитаниях.

Республика Молдова характеризуется крайним преобразованием природного ландшафта. Так, исходно леса покрывали 20—25% страны, а судя по геоботанической карте и учитывая леса лесостепи, — примерно до половины территории, не менее половины ее было занято открытыми травяными сообществами, прежде всего степью; в середине XX ст. леса сохранялись на 6% территории (Андреев, 1957). К 1960 г. степей практически не осталось (Гейдеман, Николаева, 1961). Лесное покрытие с того времени до недавнего прошлого медленно возрастало, временно достигнув максимума около 8—9% от всей территории. Таким образом, за рассматриваемый ниже промежуток времени доля естественных стаций среди преобладающих антропических оставалась низкой и почти не менялась.

Б. В. Верещагин в 1960—1963 гг. проводил сборы тлей в центральной части республики. В разные годы представители рода в общем числе проб (эта оговорка относится к аналогичным данным и далее) составляли 22,9; 17,6; 26,1; 27,6%. В 1990 (год сильной засухи) и 1991 (влажный год) А. В. Андреев сделал афидологические сборы в южной части республики, где в ландшафте естественные местообитания представлены особенно скудно. Доля *Brachycaudus* spp. составила 34,3 и 36,1%. Таким образом, условия года практически не повлияли на этот показатель, в отличие от индексов разнообразия, полученных с использованием тех же фрагментов коллекции (Андреев, Верещагин, 1993).

Южная половина Крыма и Закарпатье относятся к очень разным регионам как климатически, так и с геоботанической точки зрения. Общей их чертой является высокая доля естественных местообитаний в ландшафте. Серия материалов Е. М. Терезниковой в Закарпатье в 1957 г. содержит 4,9% сборов *Brachycaudus*. Серии сборов В. А. Мамонтовой в Закарпатье в 1959 г. и в Крыму в 1955 и 1961 гг. включали соответственно 9,7; 3,1; 7,9% этих тлей. Региональные различия между Крымом и Закарпатьем по этому показателю отсутствуют, но ясно, что уровень значений немного ниже, чем по Молдове.

Заключение

Можно заключить, что тли рода *Brachycaudus* являются доминирующим элементом в локальных афидофаунах. Возможно, что их доля в сборах отражает антропическую преобразованность ландшафта; отражая структуру афидофауны, она является показателем состояния последней. Предполагается, что этот эффект имеет два основания: (1) существование значительного популяционного потока некоторых видов между естественными и искусственными местообита-

ниями; (2) широкое использование тахоном сорняков и рудералов в качестве растений-хозяев. Два обстоятельства способствуют проявлению эффекта: высокая представленность таксона в видовом составе населения региона и полифагия.

Благодарности

Автор глубоко признателен докторам R. Blackmail, P. Brown, V. Eastop (Natural History Museum, London), O. Remaudieie (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Г. Х. Шапошникову и А. В. Стекольщикову (Зоологический институт, С.-Петербург) за предоставленную возможность работы с препаратами, а также Р. Х. Кадырбекову (Институт зоологии, Алма-Ата), приславшему измерения. Особую благодарность хочу выразить др. В. А. Мамонтовой (Институт зоологии, Киев), чьи материалы широко использованы в этой работе.

Андреев А. В., Верещагин Б. В. Дополнение к фауне тлей (Homoptera, Aphidoidea) Республики Молдова, характеристика ее состояния и редкие виды // Вестн. зоологии. — 1993. — № 4. — С. 16–19.

Андреев В. Н. Деревья и кустарники Молдавии. Выш. 1. Голосеменные, Покрытосеменные, семейства Ивовые, Маревые. — М. : Изд-во АН СССР, 1957. — 147 с.

Гейдеман Т. С., Николаева Л. П. Особенности флоры и растительности Молдавии, их состояние и охрана // Охрана природы Молдавии. Вып. 2. — Кишинев : Штиинца, 1961. — С. 20–26.

Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи (систематика, география, цитогенетика, экология, происхождение, использование). Изд. 2. — Л. : Колос, 1964. — 1791 с.

Ивановская О. И. Тли Западной Сибири. Ч. 2. (Семейство Aphididae). — Новосибирск : Наука, 1977. — 328 с.

Нарзикулов М. Н., Даниярова М. М. Тли Таджикистана и сопредельных районов Средней Азии (Homoptera, Aphidinea, Aphidinae, Aphidini). — Душанбе : Дониш, 1990. — 270 с. — (Фауна Таджикской ССР; Т. 9. Ч. 3.).

Невский В. П. Тли Средней Азии. — Ташкент, 1929. — 424 с.

Addicot J. F. Niche relationships among species of aphids feeding on fireweed // Can. J. Zool. — 1978. — 56. — P. 1837–1841.

Akimoto S. Gall invading behavior of Eriosoma aphids (Homoptera, Pemphigidae) and its significance // Jap. Entomol. — 1989. — **57**, № 1. — P. 210–220.

Andreev A. V., Smirnov V. P. About the Aphid aggregation // Critical Issues in Aphid Biology. Proc of the 4th Int. Symp on aphids. — Česke Budejovice : Ed. by Kindimann P. & Dixon A. F. G. — 1993. — P. 17–20.

Müller F. P. Bestimmungsschlüssel für geflügelte Blattläuse in Gelbschalen // Arcn. Phytopathol. und Pflanzenschutz, Berlin. — 1975. — **11**, № 1. — S. 49–77.

Müller F. P., Steiner H. Mutual influences between aphids on a joint host plant // Beitr. Entomol. — 1991. — **41**, № 1. — P. 265–270.

Naumann-Etienne K., Remaudiere G. A conunented preliminary checklist of the aphids (Homoptera: Aphididae) of Pakistan and their host plantc // Parasitica. — 1995. — **51**, № 1. — 61 p.